Aula

6

ADAPTAÇÃO DAS PLANTAS AO AMBIENTE TERRESTRE E DIVISÃO BRYOPHYTA

META

Apresentar as principais adaptações das plantas à conquista do ambiente terrestre e os representantes da Divisão Bryophyta.

OBJETIVOS

Ao final desta aula, o aluno deverá:
reconhecer as principais características adaptativas das plantas ao ambiente terrestre e a classificação, caracterização geral e reprodução dos grupos que constituem a Divisão Bryophyta.

PRÉ-REQUISITOS

Conhecimento básico sobre a origem das plantas.

Acima, uma foto de uma Bryophyta.
(Fontes: http://www.nicerweb.com)

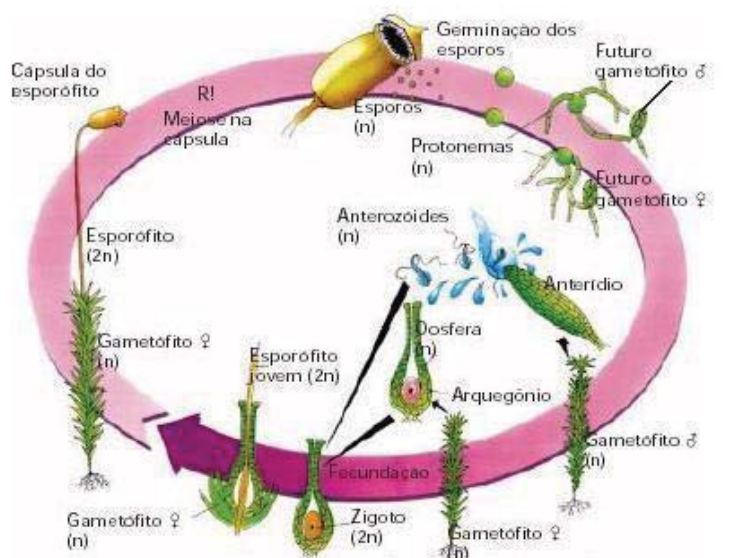
INTRODUÇÃO

Dando continuidade ao nosso curso, nesta aula abordaremos as adaptações das plantas à conquista do ambiente terrestre e os grupos de plantas incluídos em briófitas.

A origem das plantas terrestres – briófitas e pteridófitas – é muito problemática e tem levantado muito interesse entre os botânicos durante muitas décadas. O consenso geral é que as plantas terrestres evoluíram a partir das algas.

A transição da vida aquática para a vida terrestre foi um dos grandes acontecimentos dentro da história das plantas, comparável à evolução dos vertebrados de formas aquáticas a formas terrestres no reino animal. Em ambos os casos, os organismos derivados de uma sucessão evolutiva tiveram que adaptar-se a um meio relativamente hostil, sobre a Terra. Para poder sobreviver, era totalmente essencial que os caracteres evoluíssem para facilitar a obtenção e distribuição de água e a proteção contra sua perda. Estes caracteres se encontram nos esporófitos das plantas vasculares e em algumas briófitas. Entre eles a cutícula superficial, estômatos para regular a perda de água e células condutoras para a distribuição desta.

O grau de evolução de um grupo é analisado em função da presença ou ausência de características consideradas mais antigas (primitivas) ou mais recentes (derivadas). Esse grau de evolução por sua vez, está relacionado com a maior ou menor complexidade morfológica e/ou fisiológica nos diferentes grupos, na capacidade adaptativa, nas habilidades competitivas que confere, ou de sua presença ou ausência em outros vegetais considerados primitivos ou derivados.

Para explicar a evolução das plantas terrestres existem diferentes teorias que durante muitos anos vêm sendo propostas como a teoria de Homólogos ou de Transformação e a teoria Antitética ou de Interpolação.

Acima, o ciclo de vida das briófitas.
(Fontes: http://www.jbrj.gov.br/)

EVOLUÇÃO DAS PLANTAS TERRESTRES

A busca por ligações evolutivas entre antecessores de algas e plantas terrestres frequentemente se concentra em selecionar algas que têm os caracteres ancestrais mais prováveis. Em um modelo hipotético, essas algas se pareciam com as clorofíceas, filamentosas e heterotróficas e teriam duas gerações pluricelulares. A fecundação se daria dentro do gametângio feminino e o zigoto germinaria originando diretamente um esporófito diploide que com o tempo produziria meiósporos em esporângios. Algumas destas características se encontram especialmente no gênero Coleochaete.

Existem duas teorias para explicar a origem das plantas terrestres. Segundo a Teoria de Homólogos ou de Transformação (Pringsheim 1878), o ciclo de vida das algas ancestrais seria diplonte, com alternância de gerações isomórficas, na qual tanto o gametófito quanto o esporófito seriam multicelulares e independentes. Teria havido, a partir daí, uma transformação, levando a um ciclo heteromórfico, ou seja, com diferenças morfológicas entre as fases de vida. Nesse caso, as briófitas não são consideradas estádios intermediários entre algas e plantas vasculares. O esporófito das briófitas seria resultado de redução em contraposição ao das traqueófitas, resultante de elaboração. Essa teoria, no entanto, não explica a formação do embrião a partir de gerações livres. Não existem algas diplontes, oogâmicas; os gametas são sempre liberados do gametófito, de modo que a fertilização e o desenvolvimento do embrião são livres, independentes do gametófito parental. Além disso, os esporos das embriófitas não possuem nenhum resquício de flagelo como seria esperado se tivessem derivado de zoósporos.

Segundo a Teoria Antitética ou de Interpolação (Celakovsky 1874; Bower 1890, 1908), as algas que deram origem às plantas terrestres teriam ciclo de vida haplonte (uma única geração multicelular), com alternância de gerações anisomórfica, onde os gametófitos seriam pluricelulares e os esporófitos unicelulares (apenas o zigoto). Nesse caso, o esporófito das briófitas representaria um estádio intermediário entre o das algas e o das plantas vasculares. Ao desenvolver a Teoria Antitética, Bower sugeriu que as plantas terrestres teriam derivado de algas verdes terrestres ou de água doce com ciclo haplonte (dominância do gametófito), semelhantes às atuais carófitas. A partir daí teria surgido a oogamia, formação de um gameta feminino (oosfera) grande e imóvel, seguido da retenção dessa oosfera e, posteriormente, do zigoto no arquegônio (gametângio feminino) do gametófito. O retardo da meiose do zigoto e a inserção de divisões mitóticas na fase diploide (embriogênese) teriam evoluído em direção à formação de um esporófito pluricelular diploide associado ao gamétofito haploide. Esse esporófito estaria, inicialmente, posicionado sobre o gametófito e seria dependente dele para sua nutrição, não tendo vida livre. Dentre as plantas atuais, essa dominância do gametófito sobre o esporófito é encontrado nas briófitas.

O ciclo diplonte pode ter sido selecionado de maneira independente em várias linhagens de maneira independente em várias linhagens porque

amplia as possibilidades do produto meiótico através de recombinações na fase diploide. A associação do esporófito multicelular ao gametófito passou a protegê-lo com camadas estéreis e disponibilizar recursos que garantissem a produção de muitos esporos, maximizando a reprodução.

Apesar de ambas as teorias terem conquistado adeptos, evidências recentes têm sustentado a teoria de Interpolação. O ancestral das plantas terrestres estaria certamente dentre as algas verdes, mais precisamente dentre as carófitas, exclusivamente haplontes e oogâmicas. Dentre as cinco ordens de carófitas, as mais relacionadas às embriófitas são as Coleochaetales (15 espécies) e as Charales (400). As carófitas parecem formar um grado em relação às embriófitas e juntas com eles compõem as estreptófitas. Fósseis desse grupo são registrados desde o Siluriano.

Em Charales e Coleochatales, após a fertilização da oosfera, as células do oogônio aumentam em espessura, formando uma bainha em torno do zigoto. Essas células morrem, formando uma parede que pode conter esporopolenina e, em algumas espécies, o zigoto fica retido no talo do gametófito até sofrer meiose. Existem também evidências do transporte de açucares através das células ventrais do oogônio para o zigoto.

Dentre outras características que sustentam a relação das carófitas com as plantas terrestres estão a capacidade de produzir cutina e compostos fenólicos. Nesse grupo, há também a formação de fragmoplasto. Na fase final da divisão celular (telófase), os núcleos seguem para cantos opostos, deixando um conjunto de microtúbulos no equador da célula. A parede celular se forma, então, transversalmente ao feixe de microtúbulos do centro para a periferia. A formação de ficoplasto, com a parede se formando longitudinalmente ao feixe de microtúbulos, da periferia para o centro ocorre nas demais algas verdes. Outra característica importante é a presença de plasmodesmos, canais intercelulares formados pelo retículo endoplasmático durante a divisão celular. Tanto nas carófitas como nas embriófitas, a fotorrespiração ocorre nos peroxissomos com auxílio da enzima glicolato oxidase, enquanto nas demais algas verdes ela é catalizada pela glicolato deidrogenase. Outras características compartilhadas são o citoesqueleto dos gametas flagelados masculinos (ausente apenas em grupos mais derivados de espermatófitas onde ocorre sifonogamia) e a possível ocorrência de fitocromos (pigmento proteico de plantas ativado pela luz e que está envolvido no desenvolvimento).

Nas Charales encontramos também os primeiros sinais de meristema apical, especialização celular, capacidade de ramificação e divisão celular desigual levando a um corpo tridimensional, novidades que levariam a mudanças no corpo básico das plantas (Graham et al. 2000). Com a evolução das plantas, houve, então, uma tendência à elaboração do esporófito em detrimento do gametófito.

Análises moleculares com quatro regiões (atpB e rbcL do plastídeo, SSU rRNA do núcleo nad5 da mitocôndria), representando os três genomas, sustentam as Charales como grupo irmão das plantas terrestres (Karol et al. 2001). As Charales compartilham várias características com as

embriófitas que não são encontradas em Coleochaetales, como estrutura do gameta masculino, vários cloroplastos discoides por célula, protonema filamentoso, ausência de zoósporos e inclusão do gameta feminino em uma capa de células estéreis. As Carófitas também compartilham marcadores estruturais com as embriófitas, como a presença de introns do grupo II nos genes trnI e trnA, não encontrados em Chlorophyta, nem em Mesostigma, gênero cuja relação filogenética continua questionável. Além disso, algumas carófitas apresentam o gene tufA no núcleo e não no cloroplasto como ocorre com as outras algas verdes.

Essa teoria tem sido bastante aceita no mundo científico, pois está baseada no registro fóssil, cujas evidências morfológicas podem ser comparadas com as plantas atuais.

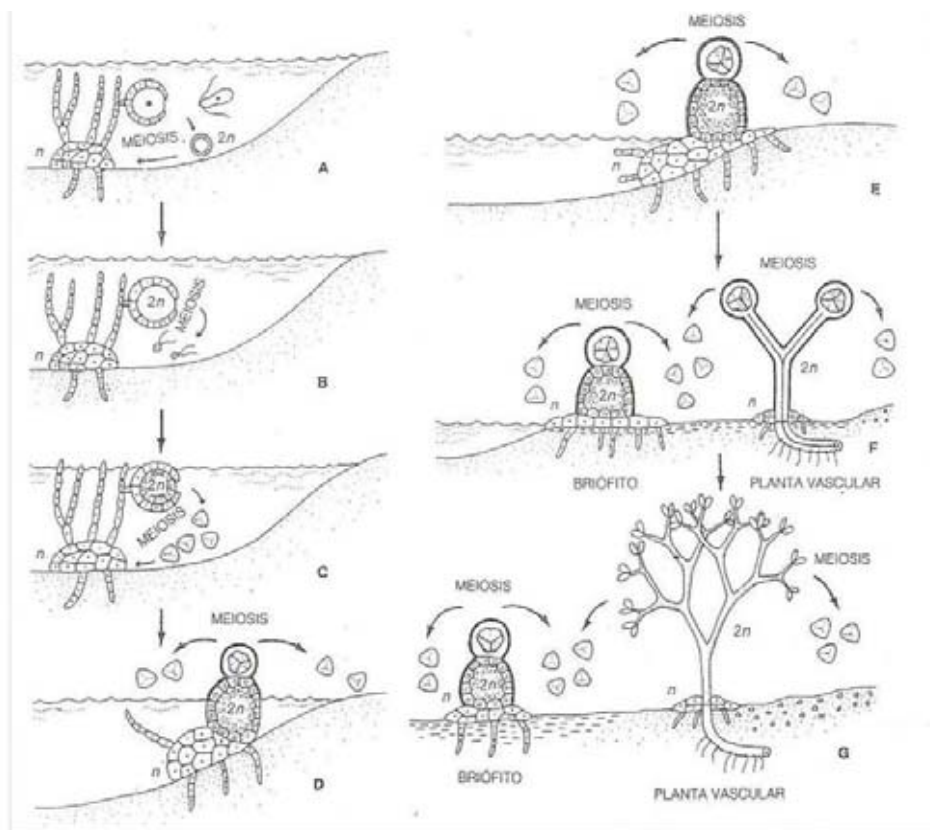



Figura 1. A-G, fases de uma série evolutiva hipotética desde as algas até as plantas terrestres (baseado, em parte, em Jefrey 1962). A primeira fase (A) representa uma alga verde haploide, heterótrica (como Coleochaete), com fecundação no oogônio e o zigoto 2n disperso antes de sofrer meiose; em (B), o zigoto 2n fica retido no oogônio e o zigoto sofre meiose; na fase (C), a geração 2n fica retida na geração haploide, porém passa a ser pluricelular e passa a ficar fora da água provocando dessecação dos ramos superiores, tanto da geração haploide quanto da diploide; em (D) a geração diploide desenvolve ramos emergentes cutinizados e adaptados a dispersar meiósporos pelo ar; depois da saída da água houve uma maior elaboração do esporófito (E), junto com a redução do gametófito e aumentou a eficácia da dispersão dos esporos pelo ar; (F) indica a evolução destas primeiras plantas emergentes, em algumas a geração haploide é dominante (F1) e se selecionaram adaptando-se a ambientes úmidos e sombreados, enquanto outras (F2) a geração diploide é dominante e são selecionadas a lugares mais secos; a seleção continuada (G) a grupos distintos de plantas terrestres: uma lhina briofítica em que o gametófito é dominante (G1) adaptado à dispersão gamética em situações úmidas e sombreadas e a linha de plantas vasculares, com o esporófito dominante (G2), adaptada à produção de esporos em lugares mais secos (Extraído de Scagel et al. 1982)

O fóssil mais antigo atribuído a uma briófita indica a sua origem entre o Siluriano e Devoniano, sendo representado por fragmentos de esporos, enquanto o fóssil mais antigo atribuído a uma pteridófita indica que elas tiveram origem no Devoniano, há cerca de 395 milhões de anos, representado por fragmentos de plantas. Dentre os diversos gêneros fósseis dessa época, está o gênero Rhynia (395 milhões de anos), o qual é o fóssil mais antigo e completo conhecido.

Apesar dos progressos no conhecimento do grupo algumas relações ainda são incertas. Essa dificuldade na busca de hipóteses filogenéticas consistentes é característica de grupos que, como as plantas estreptófitas, apresentaram uma diversificação rápida e antiga.

ADAPTAÇÕES DAS PLANTAS AO AMBIENTE TERRESTRE

A invasão do ambiente terrestre pelas plantas há pelo menos 470 m.a. (Ordoviciano) foi um dos mais importantes eventos da história da Terra. As primeiras plantas terrestres deviam ocupar locais encharcados. A água continuava essencial para a sobrevivência das plantas e principalmente para a sua reprodução, uma vez que os gametas masculinos flagelados (anterozoides) necessitavam nadar para alcançar o feminino (oosfera). As condições ambientais deviam ser rigorosas, sob alta exposição solar, períodos de seca frequentes e solos pobres. Os níveis de CO2 estavam diminuindo e os de O2 subindo. A fotossíntese promoveu o acúmulo de oxigênio levando à formação da camada de ozônio, essencial para que as plantas pudessem emergir do escudo de água. Tendo em vista que uma parcela significativa (5-35%) da luz solar é refletida pela superfície da água e que, a cada metro, cerca de metade da radiação é dissipada na forma de calor, a ocupação do ambiente terrestre permitiu que as plantas aumentassem significativamente a taxa de fotossíntese.

Inicialmente, as plantas terrestres deviam ser semelhantes às briófitas, sem restrições mecânicas, compostas por um corpo taloso, sem tecidos de condução ou sustentação especializados. Mudanças moleculares, anatômicas e fisiológicas durante o Ordoviciano e o Siluriano foram então as mais importantes, mas o contato com a atmosfera exigiu também mudanças biofísicas e bioquímicas, dentre elas a formação de camadas protetoras, a cutícula e a esporopolenina, que amenizam a perda de líquidos.

Uma primeira necessidade para a sobrevivência no ambiente terrestre está relacionada à redução da perda d'água por evaporação, sem o que a planta, em algum tempo, estaria completamente seca. Várias adaptações com essa função podem ser encontradas nas plantas. A epiderme e uma camada externa de tecido diferenciado onde as células encontram-se intimamente

justapostas, dificultando a perda de água das camadas inferiores. Esse tecido torna-se muito mais eficiente com o aparecimento de uma camada de cera que ocorre sobre a epiderme, denominada cutícula.

A cutícula sobre as partes aéreas das plantas foi uma das adaptações mais importantes das plantas para sobreviver no meio terrestre. A cutícula é essencial para a existência no meio terrestre, pois ajuda a prevenir a evaporação e o dessecamento dos tecidos vegetais. Por outro lado, ao impermeabilizar o vegetal, essas estruturas também dificultam a realização de trocas gasosas, não podemos esquecer que as plantas terrestres obtêm sua fonte de carbono (CO2) da atmosfera. Este gás deve ser acessível aos cloroplastos dentro das células. As trocas gasosas essenciais à fotossíntese e respiração (CO2 e O2, respectivamente) passaram a ser realizadas por poros e câmeras aeríferas onde as trocas podem ocorrer com um mínimo de perda de água. Além disso, nota-se o aparecimento de uma estrutura formada por células especialmente diferenciadas da epiderme, os estômatos, em cujo centro situa-se um poro (ostíolo). A abertura e o fechamento desse poro permite o controle das trocas gasosas.

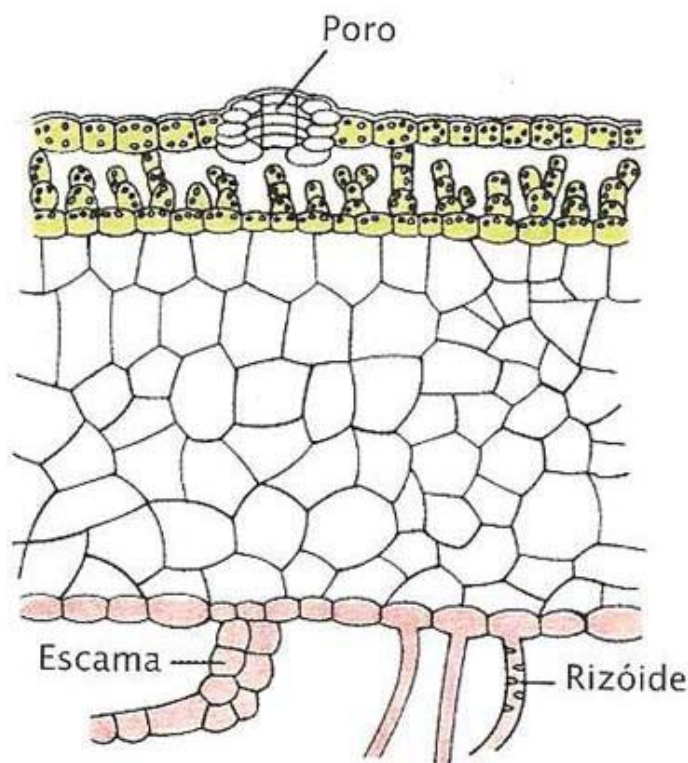



Figura 2. Seção transversal de um gametófito de Marchantia, uma hepática talosa. Numerosas células contendo cloroplastos são evidentes nas camadas superiores e abaixo delas ocorrem várias camadas de células hialinas; rizoides que fixam a planta ao substrato estão presentes. As células das camadas interiores do poro tornam-se justapostas sob condições de seca e retardam a perda de água, enquanto que sob condições de umidade elas se separam, apresentando função similar àquelas dos estômatos das plantas vasculares (Extraído de Raven et al. 2007).

Sem sistema vascular, o sistema axial das primeiras plantas terrestres era mantido exclusivamente devido ao turgor (força exercida pela água contida na célula para fora contra a parede celular da planta), limitando o crescimento de apêndices e a altura da planta a apenas alguns centímetros. O desenvolvimento de um sistema de condução representou inovações anatômica, fisiológica e mecânica importantes para as plantas terrestres, mas elas continuaram restritas a ambientes úmidos.

Outra adaptação necessária à conquista do ambiente terrestre está relacionada à absorção de água e nutrientes. No ambiente aquático, todas as células que recobrem o vegetal estão em contato com o meio e podem absorver diretamente água e sais minerais nela absorvidos. No ambiente terrestre esses elementos são obtidos, de maneira geral, do substrato. Rizoides (que significa com a forma de raiz) e raízes realizam essa função e, ao mesmo tempo, permitem melhor fixação e apoio em substrato particulado, no qual os elementos de fixação existentes nas algas não são eficientes.

O transporte dessa água e sais minerais absorvidos pelas raízes ou rizoides, bem como de outras substâncias produzidas pela planta também é um problema para as plantas terrestres. Nas algas, que normalmente estão completamente imersas na água e cuja espessura jamais ultrapassa poucos centímetros, o transporte célula a célula pode ocorrer. No ambiente terrestre, a água é proveniente do solo, sendo necessária sua elevação contra a força da gravidade. Desta forma, o mecanismo de transporte célula a célula é eficiente apenas em percursos muito curtos, o que limita o crescimento em altura dos vegetais, como por exemplo, nas briófitas.

Por outro lado, ao observar uma alga qualquer fora da água, por exemplo, durante uma maré baixa, fica evidenciado outro tipo de problema: a sustentação, que no meio líquido é dada pela própria água e desaparece fora dela, levando o organismo a colapsar sobre si mesmo. Além disso, ao se imaginar um organismo de porte arbóreo, fica evidente que as células da base seriam esmagadas pelo peso do restante do vegetal acima delas, o que também limitaria o tamanho.

A adaptação relacionada tanto ao problema da condução de água, sais e outras substâncias através da planta, como de sua sustentação no meio aéreo foi dada pelo aparecimento de uma nova substância química, a lignina, um interessante exemplo da importância da evolução bioquímica dos grupos vegetais como um todo. Essa substância deposita-se lentamente nas paredes das células, endurecendo-as e, em última instância levando-as à morte. Essas células são constituintes do xilema, principal tecido condutor de água, além de está envolvido na condução de sais minerais, na sustentação e no armazenamento de substâncias. Nesse tecido as células onde apenas as paredes são lignificadas são denominadas elementos traqueais (traqueídes e elementos de vaso), os quais são células alongadas, possuem parede secundária e não apresentam protoplasto na maturidade, e através de seu

interior, vazio, ocorre o processo de condução da água. Células mais estreitas com maior grau de lignificação são denominadas fibras, tendo como função a sustentação do vegetal, algumas são vivas na maturidade e desempenham a dupla função de armazenamento de substâncias e de sustentação. Em seu conjunto esses elementos permitiram um aumento progressivo do tamanho dos vegetais terrestres, proporcional ao seu grau de lignificação.

O floema, principal tecido de condução de substâncias orgânicas nas plantas vasculares, além de açúcares, aminoácidos, lipídios, micronutrientes, hormônios, estímulos florais (florígeno "hormônio que induz a floração") e numerosas proteínas e RNA, algumas das quais atuam como moléculas sinalizadoras, ele é também responsável pelo transporte de vários vírus. As principais células condutoras do floema são os elementos crivados, o termo "crivado" refere-se ao conjunto de poros, conhecido como área crivada, através da qual os protoplastos de elementos crivados adjacentes são interligados. Nas plantas com sementes, dois tipos de elementos crivados são reconhecidos: as células crivadas e os elementos de tubo crivado. As células crivadas são o único tipo de célula condutora de substâncias orgânicas nas gimnospermas, enquanto nas angiospermas ocorrem somente os elementos de tubo crivado. Os elementos de condução do floema nas plantas vasculares sem sementes variam em estrutura e são referidos simplesmente como "elementos crivados".

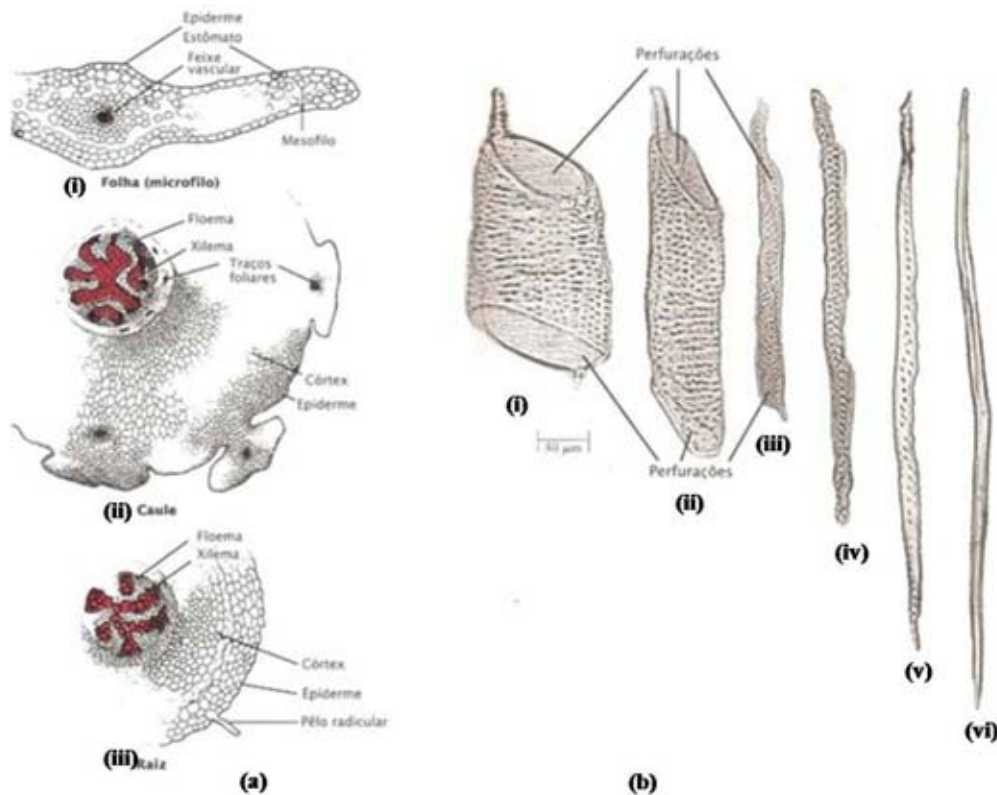



Figura 3. (a) Os sistemas dérmico, vascular e fundamental em seções transversais da (i) folha, (ii) caule e (iii) raiz de um esporófito jovem de Lycopodium lagopus; (b) elementos traqueais e fibras de células do xilema secundário de carvalho (Quercus): (i), (ii) elementos de vasos largos e (iii) elemento de vaso estreito; (iv) traqueíde; (v), (vi) fibras (Extraído de Raven et al. 2007).

A produção de metabólitos secundários, como os compostos fenólicos, também contribuiu para a proteção contra os raios ultravioletas, o parasitismo e a predação.

Durante o processo de ocupação do ambiente terrestre também foi necessário o aparecimento de adaptações reprodutivas, tendo em vista que as algas dependem da água para o transporte dos gametas e mesmo para a posterior disseminação de gametas e esporos. As plantas terrestres consideradas mais primitivas são dependentes da água também para fecundação, sendo o gameta masculino liberado para "nadar" até o feminino, apenas em ocasiões em que o ambiente apresente suficiente grau de umidade (gotas de orvalho, por exemplo).

A independência completa de água no meio externo é atingida apenas em parte das Gimnospermas (do grego: gymnos, nu + sperma, semente, planta que produz sementes não encerradas num ovário) e nas Angiospermas (do grego: angion, urna + sperma, semente, planta eu produz sementes dentro de um ovário desenvolvido), onde há a formação do tubo polínico (tubo formado após a germinação do grão de pólen; conduz os gametas masculinos para dentro do óvulo) durante a fecundação.

Por outro lado, surgiram adaptações para proteção contra o estresse do ambiente aéreo, passando os elementos reprodutivos a serem protegidos por um envoltório de células vegetativas.

Os vegetais superiores têm uma alternância de gerações claramente definida. A porção haploide do ciclo de vida é chamada de geração gametofítica porque origina os gametas, por mitose. A porção diploide do ciclo de vida é a geração esporofítica, que produz esporos imediatamente após a meiose. Os órgãos sexuais multicelulares, gametângios (anterídios e arquegônios), produzidos pelo gametófito (fase haploide do ciclo de vida), possuem uma camada de células estéreis circundando e protegendo os gametas. O arquegônio, órgão sexual feminino, passou a oferecer maior proteção contra o ataque de parasitas e contra a dessecação, cada arquegônio produz um único ovo (oosfera). O anterídio, órgão sexual masculino, produz anterozoides. O anterozoide alcança o arquegônio numa variedade de caminhos e funde-se com a oosfera, resultando num zigoto diploide. Este processo é conhecido como fertilização. O zigoto se divide por mitose e desenvolve-se num embrião multicelular que é suportado e protegido pelo gametófito dentro do gametângio feminino. Eventualmente, o embrião maduro é o esporófito.

O esporófito é multicelular e diploide, produzem esporângios multicelulares, com camada de células estéreis (células de revestimento) e tecido interno esporogênico, os quais têm células que são capazes de se dividir por meiose. Estas células sofrem divisão meiótica e formam esporos haploides, com paredes contendo esporopolenina, o que garante maior resistência à dessecação e decomposição. Os esporos representam o primeiro estádio na geração gametofítica e por mitose forma o gametófito, continuando o

ciclo. Os esporos deixaram de ser flagelados (como em algumas Charales) e passaram a ser produzidos em maiores quantidades e os gametangióforos mais altos proporcionaram uma dispersão mais eficiente para os esporos gerados nos esporófitos que ali germinassem.

BRIÓFITAS: CARACTERIZAÇÃO GERAL, REPRODUÇÃO E CLASSIFICAÇÃO

Na antiguidade, o termo "muscus" era utilizado por estudiosos gregos e romanos englobando, alem das briófitas propriamente ditas, os liquens e algumas algas, plantas vasculares e mesmo invertebrados. Embora na Renascença alguns autores tenham estudado gêneros de interesse médico, Dillenius (1741) em sua obra "Historia Muscarum" foi o primeiro autor a estudar esses organismos de forma mais compreensiva. No entanto, o trabalho interpreta erroneamente a cápsula (esporângio) como antera e os esporos como grãos de pólen. Em função disso, Linnaeus (1753) em "Species Plantarum" classifica as briófitas como próximas às angiospermas. A interpretação correta das estruturas encontradas nesses vegetais, não apenas referentes ao esporófito, mas também ao ciclo de vida, a função de anterídios e arquegônios foi dada por Hedwig (1801), permitindo o estabelecimento de bases mais corretas para sua classificação.

As briófitas, com registro fóssil desde o Devoniano, têm três linhas evolutivas principais: hepáticas, antóceros e musgos. As três têm sido encontradas antes do final do Paleozoico, o qual indica que as linhas filogenéticas principais se diferenciaram na história antiga das briófitas.

Atualmente, briófitas são separadas pela maioria dos autores em três classes, Hepaticae, Anthocerotae e Musci (ex. Schofield, 1985). Outros autores tratam essas três classes como divisões (ex. Raven et al., 2007), segundo tendências relacionadas ao conhecimento da filogenia desses grupos.

As briófitas – hepáticas, antóceros e musgos – compreendem vegetais terrestres com morfologia bastante simples, conhecidos popularmente como "musgos" ou "hepáticas". São organismos eucariontes, pluricelulares, onde apenas os elementos reprodutivos são unicelulares, avasculares (ausências de vasos condutores), presença de clorofilas a e b, parede celular com celulose, reserva de substância amilácea, revestimento cuticular pouco desenvolvido, sem reforço de lignina.

Devemos salientar aqui que as briófitas, junto com certas algas, são consideradas as únicas plantas não vasculares. Como característica distintiva das briófitas, além da ausência de tecidos vasculares, tem-se uma característica consequente que é a falta de folhas, caules e raízes verdadeiras. Uma segunda característica distintiva das briófitas é a natureza de sua alternância de gerações: os gametófitos são maiores e sempre independentes quanto a nutrição, ao passo que os esporófitos são menores, variavelmente dependentes, e

permanentemente ligados ao gametófito, ou seja, o gametófito é a geração dominante nas briófitas (entre as plantas vasculares ocorre o inverso).

Os gametófitos são compostos por rizoides, filídios e caulídios. Os mais simples não apresentam diferenciação entre filídio e caulídio e geralmente são prostrados, sendo denominados talosos, enquanto aqueles onde se distinguem essas estruturas, normalmente eretos, são denominados folhosos. No ápice dos gametófitos surgem estruturas de reprodução características, denominados arquegônios, onde se diferencia o gameta feminino (oosfera) e anterídios, onde se diferenciam os gametas masculinos (anterozoides). Em condições adequadas de umidade os anterozoides pequenos e biflagelados são liberados pelo rompimento da parede do anterídio, enquanto as células do canal do arquegônio rompem-se, liberando um fluido que direciona os anterozoides até a oosfera, havendo então a fecundação.

Os gametófitos podem ser homotálicos (monoicos - gametângios masculino e feminino na mesma planta) ou heterotálicos (dioicos - gametângios masculino e feminino em plantas diferentes).

Nas briófitas o zigoto germina sobre a planta mãe e o esporófito resultante permanece ligado a ela durante toda a sua vida, apresentando dependência parcial ou total.

Os esporófitos nunca são ramificados e apresentam diferentes graus de complexidade segundo o grupo a que pertencem, sendo formados por pé, seta (haste) e cápsula (esporângio). O pé fica imerso no tecido do gametófito e é responsável pela absorção de substâncias nutritivas e água. Sustentado pela seta encontra-se o esporângio, terminal, apresentando um envoltório de tecido externo com função de proteção, sendo os esporos diferenciados por meiose a partir de camadas internas (tecido esporogênico). Em certos casos, quando a cápsula apresenta deiscência (= abertura) transversal, observa-se um opérculo que se destaca para permitir a passagem dos esporos. Os dentes do peristômio (do grego: peri, ao redor + stomios, boca), através de movimentos higroscópicos, devidos à variação da umidade do ar, ajudam na liberação dos esporos.

A cápsula pode estar parcial ou totalmente coberta pela caliptra que é formada por restos do tecido do arquegônio transportados durante o desenvolvimento do esporófito, e fornece uma proteção adicional.

O esporófito, embora sempre dependente do gametófito pode, em certas classes de Bryophyta, realizar fotossíntese, ao menos durante o início de seu desenvolvimento, mas após a produção dos esporos, a clorofila normalmente desaparece.

Apresentam reprodução sexuada oogâmica, onde o gameta masculino é pequeno, móvel e flagelado, produzido em grandes quantidades dentro do anterídio, enquanto o gameta feminino é grande, imóvel e sem flagelos, sendo produzido apenas um por arquegônio. Os órgãos reprodutivos (anterídios e arquegônios) não são vistosos, geralmente estão imersos no gametófito, e são formados como estruturas de proteção dos gametas.

O ciclo de vida se dá por alternância de gerações heteromórficas (gametófito e esporófito morfologicamente diferentes), onde o gametófito (n) é a fase duradoura, ramificado, fotossintetizante, independente e o esporófito (2n) é a fase transitória, de curta duração, não ramificado, ao menos parcialmente dependente do gametófito dependente do gametófito, nutrindo-se a partir de seus elementos, sendo fixado a ele através do pé (elemento de ligação). A partir da meiose ocorrida em estruturas especiais do esporófito surgem os esporos que ao germinarem originam os gametófitos. Os esporos podem originar diretamente a planta, normalmente ereta, que produzirá as estruturas reprodutivas (gametas) ou originar primeiro uma fase filamentosa, com filamento unisseriado, ramificado, com paredes transversais oblíquas ao eixo longitudinal (protonema), que dará origem a parte ereta.

O embrião diploide formado a partir do zigoto, por mitoses sucessivas (embriófitas), as enquadram no Reino Plantae, como todos os demais grupos de plantas terrestres.

Além da reprodução gamética e espórica, já apresentados no ciclo de vida, as briófitas podem apresentar algumas formas de reprodução vegetativa: a) Fragmentação - desenvolvimento de fragmentos do talo em outro indivíduo; b) Gemas (ou propágulos) - estruturas com forma definida que darão origem a um novo indivíduo, originadas em estruturas especiais em forma de taça, denominadas conceptáculos; c) Aposporia - desenvolvimento do esporófito em gametófito sem que ocorra meiose. Normalmente ocorre a partir de um fragmento da seta cuja regeneração origina um gametófito. Pode resultar na formação de organismos poliploides; d) Apogamia - desenvolvimento do gametófito em esporófito sem que haja fecundação. Pode ocorrer não apenas a partir de gametas, mas também de filídios ou do próprio protonema.

Apresentam 23.000 espécies (mundo) – 3.000 (Brasil) – com distribuição em regiões temperadas, tropicais e subtropicais, as briófitas ocorrem em diversos ambientes e sobre os substratos mais variados. Algumas podem suportar condições extremas de temperatura e umidade, distribuindo-se desde ambientes árticos e alpinos (picos elevados) até os trópicos úmidos. Nas regiões polares, são consideradas plantas pioneiras e importantes na produção primária da cadeia alimentar. Também ocorrem em regiões áridas e semiáridas, com menor diversidade. Em pântanos e lagos ocorrem formando as turfeiras, com predomínio de Sphagnum. Nesses locais o pH é baixo (entre 3-4) e em consequência, a decomposição é lenta. A ocorrência dessas plantas em rochas litorâneas, areias e dunas, é rara. Crescem geralmente formando densas populações, com mais de uma espécie. Os ecossistemas mais propícios ao desenvolvimento de briófitas são as florestas tropicais úmidas.

Quanto ao substrato em que se desenvolvem podem ser: a) terrícolas: crescendo diretamente sobre solo; b) rupícolas ou saxícolas: crescendo diretamente sobre rochas; c) crescendo como epífitas, corticícolas, epifilas

(sobre plantas, caules, folhas, respectivamente).

Quanto à importância econômica as briófitas são utilizadas: a) na medicina, com aplicações restritas; b) como combustíveis (musgos das turfeiras Sphagnum); c) como bioindicadores de poluição e depósitos minerais; d) como ornamentais (jardinagens e arranjos florais); e) como retentores de umidade (umidade em terrários e vasos).

As análises filogenéticas indicam que as briófitas são parafiléticas. A ordem relativa de divergência evolutiva desses três grupos é controversa. Existe alguma discordância a respeito de qual grupo de briófitas teria divergido mais cedo e qual seria o mais relacionado com as plantas vasculares. Entretanto, com a disponibilidade de mais informação pelo sequenciamento molecular juntamente com informação dos registros fósseis, parece mais provável que as hepáticas divergiram primeiro e que os musgos estão mais estreitamente relacionados com as plantas vasculares.

As briófitas serão classificadas aqui em três divisões: Hepatophyta, Anthocerophyta e Bryophyta (14500 sp).

DIVISÃO HEPATOPHYTA OU MARCHANTIOPHYTA

(do grego hepatos = fígado)

As hepáticas formam o grupo com cerca de 9000 espécies pequenas e seu nome data do século IX, quando se acreditava que, devido à forma de fígado dos gametófitos de alguns gêneros, essas plantas poderiam ser úteis para o tratamento de doenças relacionadas a esse órgão.

O registro fóssil das hepáticas é o mais antigo e contém o maior número de representantes fósseis, porém não existe evidência de que fora antecessora das outras linhas.

Os gametófitos das hepáticas podem ser talosos ou folhosos, sendo a maioria dos representantes incluída em dois grandes grupos: Marchantiales e Jungermanniales, com base nessa característica.

Nesta divisão encontram-se as briófitas com esporófitos aclorofilados, cuja cápsula apresenta uma única camada de células na parede, não havendo tecidos estéreis no seu interior. O tecido esporogênico transforma-se em esporos e elatérios, células mortas que ocorrem entre esporos, apresentando paredes com reforço em espiral que, através de movimentos higroscópicos, provocando movimentos de torções e extensões, contribuindo para a disseminação dos esporos arremessando-os esses esporos à distância, os quais amadurecem simultaneamente, no interior da cápsula e são lançados num único movimento.

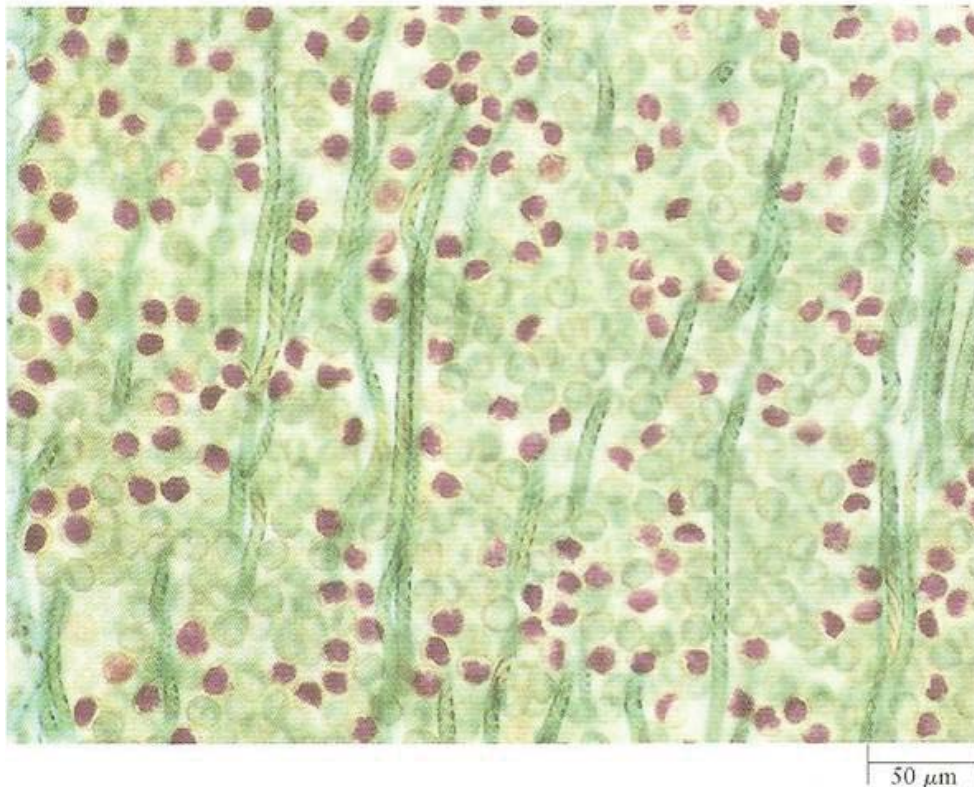



Figura 4. Esporos (esferas vermelhas) e elatérios (filamentos verdes) da cápsula de Marchantia (Hepática talosa). (Extraído de Raven et al. 2007).

Os gametófitos são fixados ao substrato por rizoides unicelulares, ao contrário daqueles dos musgos, as células apresentam vários cloroplastos e os gametângios são superficiais ou apicais.

A reprodução vegetativa nas hepáticas pode ser por fragmentação (principal tipo) e por propágulos (ou gemas), localizados na superfície dorsal do gametófito.

Os gametófitos podem ser homotálicos ou heterotálicos. Durante o ciclo reprodutivo não se formam protonemas.

De acordo com o tipo de gametófito existem dois tipos morfológicos de hepáticas: as talosas e as folhosas.

HEPÁTICAS FOLHOSAS

Esse grupo apresenta gametófitos de simetria bilateral, porém com caulídios e filídios definidos. As plantas crescem prostradas, sendo fixadas por rizoides em um ou vários pontos da face inferior (ventral). Os filídios são dispostos em duas fileiras laterais. Em algumas espécies ocorre uma terceira fileira de filídios modificados, chamadas anfigástrio. Os anfigástrios podem ser inteiros ou partidos, bilobados ou bidentados, sendo sua mor-

fologia um caráter taxonômico para as espécies, como também a morfologia dos filídios laterais. Os filídios são membranáceos e apresentam uma única camada de células de espessura (filídios uniestratificados). As células dos filídios são isodiamétricas e apresentam trigônios (espessamentos nos ângulos). Além dos vários cloroplastos, as células também podem conter oleossomos (corpos oleosos). Os gametângios formam-se no ápice dos ramos e de acordo com a sua localização, as hepáticas folhosas podem ser chamadas de acrogínicas, quando os gametângios aparecem no ápice do ramo principal ou anacrogínicas, quando estes são formados em ramos laterais curtos. Em volta dos gametângios frequentemente aparecem filídios protetores que formam um invólucro de proteção das estruturas reprodutivas. O esporófito apresenta pé, seta curta e cápsula globosa ou cilíndrica, que se abre por quatro fendas ou irregularmente, dependendo da espécie.

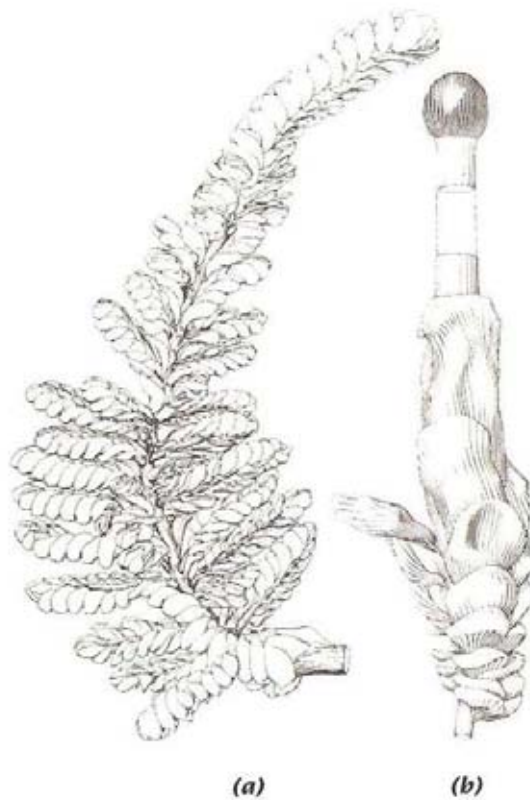



Figura 5. (a) Clasmatocolea puccionana, mostrando a disposição característica dos filídios no gametófito; (b) a extremidade de um ramo de Clasmatocolea humilis, cápsula e a longa seta do esporófito. (Extraído de Raven et al. 2007).

HEPÁTICAS TALOSAS

As hepáticas talosas apresentam corpo taloso de crescimento apical, paralelo ao substrato, achatado dorsiventralmente, com ramificação dicotômica ou lobada, sem caulídios e filídios definidos. Os talos apresentam simetria bilateral, podendo, ou não, apresentar uma linha mediana engrossada no centro das ramificações.

As plantas fixam-se ao substrato por rizoides unicelulares e pelos de fixação, que se encontram na face inferior (ventral). A superfície superior do talo é verde, clorofilada, contendo poros aeríferos e gemas ou propágulos vegetativos. É frequente a formação de conceptáculos, estruturas vegetativas em forma de taça, que se desenvolvem em torno das gemas. Nessa face também são produzidos os gametângios, anterídios e arquegônios, que geralmente são protegidos por uma membrana (invólucro) ou em alguns casos, são elevados por um eixo denominado anteridióforo (haste que eleva o anterídio) e arquegonióforo (haste que eleva o arquegônio).

Os esporófitos de hepáticas talosas apresentam setas aclorofiladas, hialinas, transparentes e flexíveis, podendo ser longas ou curtas, dependendo da espécie. Os esporângios são globosos ou cilíndricos, alongados, com deiscência longitudinal tetravalvar. Quando imaturos, os esporângios são protegidos pela caliptra. No interior da cápsula desenvolvem-se numerosos esporos e elatérios.

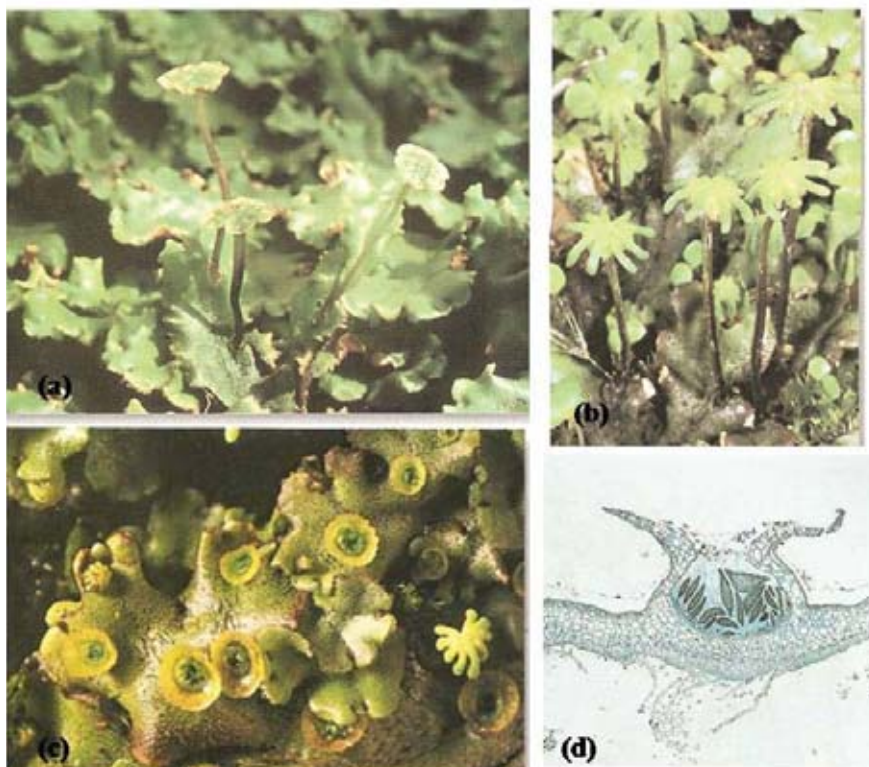



Figura 6. Gametófito de Marchantia (Hepática talosa). (a) anterídios e (b) os arquegônios, elevados pelos anteridióforos e arquegonióforos, respectivamente; (c) conceptáculos portando gemas; (d) seção transversal de um conceptáculo, mostrando as gemas. (Extraído de Raven et al. 2007).

DIVISÃO ANTHOCEROTOPHYTA

(do grego: anthos = flor)

Esta divisão conta com uma única classe Anthocerotopsida, com 100 espécies. A ordem Anthocerotales é única e compões-se de uma família Anthocerotaceae, com 4-5 gêneros, dos quais, Anthoceros e Phaeoceros ocorrem no Brasil, sendo este último o mais comum no Brasil.

Ainda que os antóceros frequentemente tenham sido chamados de a ligação ancestral entre briófitas e plantas vasculares, o registro fóssil destes é escasso e tardio, de modo que não há suporte para esta hipótese.

Os antóceros constituem um pequeno grupo com cerca de 100 espécies. Os gametófitos dos antóceros assemelham-se superficialmente àqueles das hepáticas talosas, mas existem muitas características que indicam um relacionamento relativamente distante.

A geração gametofítica é talosa ou em forma de rosetas, de simetria dorsiventral, pouco variável morfologicamente, dicotomicamente ramificada, lobada. As células do gametófito apresentam um único cloroplasto, com um pirenoide volumoso. Os pirenoides formam-se a partir de uma massa com numerosos grânulos, os quais recebem a deposição do amido mantendo a forma original (lenticular ou fusiforme). O talo é fixado ao substrato pelos rizoides unicelulares, dispostos na face inferior (ventral). Nessa face existem cavidades repletas de mucilagem onde se aloja uma alga cianofícea do gênero Nostoc que fornece N2 fixado.

Os talos são monoicos ou dioicos (homotálicos ou heterotálicos). Em plantas homotálicas ocorre amadurecimento dos gametângios em épocas diferentes, para evitar a autofecundação.

Os gametângios (anterídios e arquegônios) formam-se na face superior (dorsal) a partir de células subepidérmicas, os anterídios são ovoides e pedunculados e encontram-se imersos no tecido gametofítico. Os arquegônios são bojudos, com um canal alongado, na parte basal forma-se uma única oosfera.

O esporófito jovem é protegido por um invólucro tubuloso, que se desenvolve a partir dos tecidos do gametófito e persiste na base do esporófito, possui várias camadas de tecido fotossintético. Quando maduro o esporófito é constituído por uma parte basal, chamada pé, por onde se fixa ao gametófito e uma parte filamentosa ascendente que é o esporângio, entre o pé e o esporângio ocorre a formação de uma camada de células meristemáticas que promovem o crescimento do esporângio, que forma esporos e pseudoelatérios, continuamente.

O esporângio ao amadurecer mostra uma parede de células pluriestratificadas, com estômatos, uma camada interna de tecido esporogênico, que produz esporos em tétrades e pseudoelatérios (estruturas pluricelulares, com células espessadas, que auxiliam na dispersão dos esporos) e uma camada interna de células estéreis que é a columela, tecido de sustentação

do esporângio. Apresenta deiscência por duas fendas longitudinais, cada parte do filamento, libera esporos maduros, a deiscência inicia-se perto do ápice e estende-se em direção à base, à medida que os esporos amadurecem.

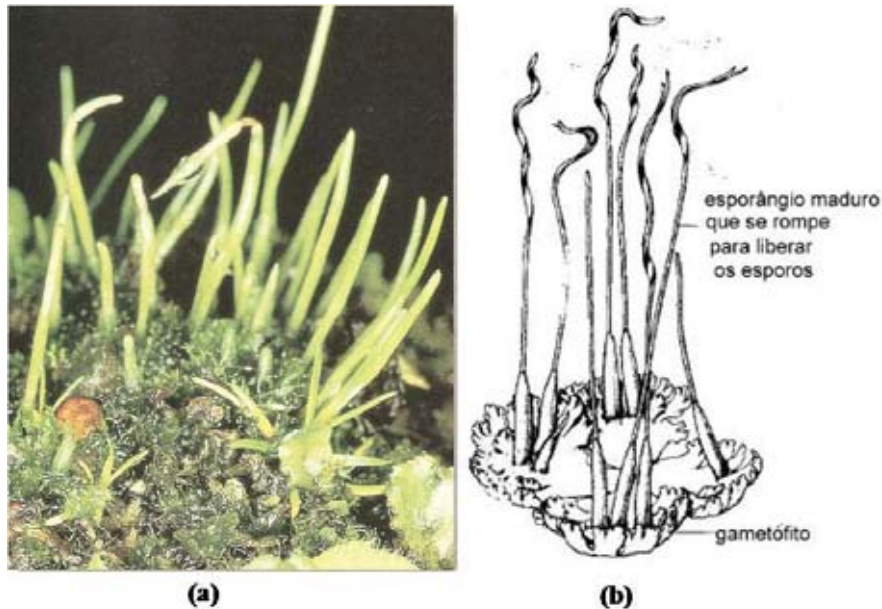



Figura 7. (a), (b) gametófitos e esporófitos de Anthoceros. (Extraído de Raven et al. 2007).

Os esporos, em substrato favorável germinam e dão origem aos gametófitos talosos e prostrados. Ao amadurecerem produzem gametângios, em sua face superior. Os anterídios produzem numerosos anterozoides, que ao amadureceram adquirem flagelos e são liberados por meio de um rompimento da parede do anterídio. Os arquegônios, quando maduros, abrem-se por meio de um diminuto orifício na face dorsal, por onde irão penetrar os anterozoides. Na presença de água, os anterozoides "nadam" até encontrar a oosfera, no interior do arquegônio. Após a fecundação o zigoto inicia as divisões mitóticas, para formar o embrião diploide. No início do desenvolvimento diferenciam-se duas camadas de células embrionárias, na cápsula, o endotécio e o anfitécio. O endotécio irá formar a columela (tecido estéril) e o anfitécio, o tecido esporogênico e a epiderme pluriestratificada, com estômatos. O tecido esporogênico irá formar esporos e pseudoelatérios. Durante o desenvolvimento inicial do esporófito, o tecido gametofítico cresce produzindo um invólucro que protege o esporófito durante sua permanência sobre o gametófito.

DIVISÃO BRYOPHYTA

(do grego bryo = embrião)

Grupo mais diversificado dentre as briófitas conhecidas popularmente como musgos, com cerca de 14.500 espécies. Schofield (1985) dividiu os musgos de acordo com a estrutura do esporófito em sete subclasses: Andreaeidae, Sphagnidae, Tetraphidae, Polytrichidae, Buxbaumiidae, Bryidae e Archiidae, porém a divisão em três subclasses tem sido mais adotada: Andreaeidae (os musgos de granito), Sphagnidae (os musgos de turfeiras) e Bryidae (frequentemente referidos como musgos verdadeiros).

Os gametófitos são folhosos, clorofilados, eretos ou prostrados, fixos por rizoides multicelulares, com caulídios e filídios definidos, filídios inteiros, com uma ou mais camadas de espessura, céluls com vários cloroplastos, sem oleossomos e trigônios, com costa (espessamento mediano, uni, bicostados), raro ecostados (sem o espessamento mediano), espiralados, com simetria radial, raro com filídios laterais (dísticos).

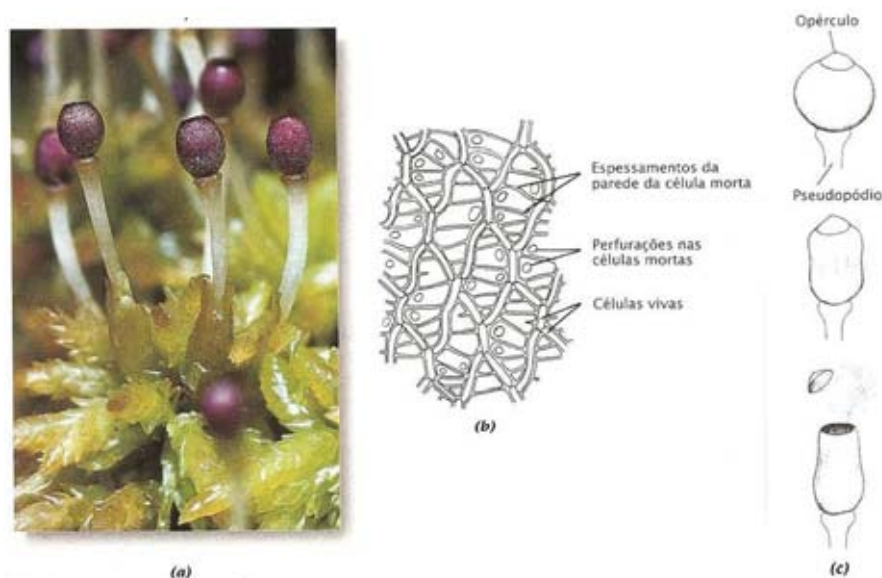



Figura 8. (a) Musgo de turfeira, Sphagnum. (a) gametófito com muitos esporófitos; (b) deiscência de uma cápsula; (c) deiscência de uma cápsula. (Extraído de Raven et al. 2007).

Em vários musgos, o caulídio dos gametófitos e os esporófitos têm um filamento central de células condutoras de água conhecidas como hidroides, células alongadas com paredes inclinadas delgadas e altamente permeáveis à água e solutos. Elas lembram os elementos traqueais de plantas vasculares pela ausência de protoplasto vivo; consequentemente, os hidróides são vazios quando adultos. Diferente dos elementos traqueais, entretanto os hidróides especializados não possuem paredes espessadas. Em alguns gêneros de musgos, os elementos crivados conhecidos como leptoides (células condutoras de substâncias orgânicas) ficam ao redor dos hidróides. Os

elementos crivados são células alongadas e ao contrário dos hidroides, têm cloroplastos vivos quando maduros. Provavelmente as células condutoras de água e de substâncias orgânicas dos musgos e plantas vasculares tiveram origem comum, com base na sua similaridade em estrutura e função.

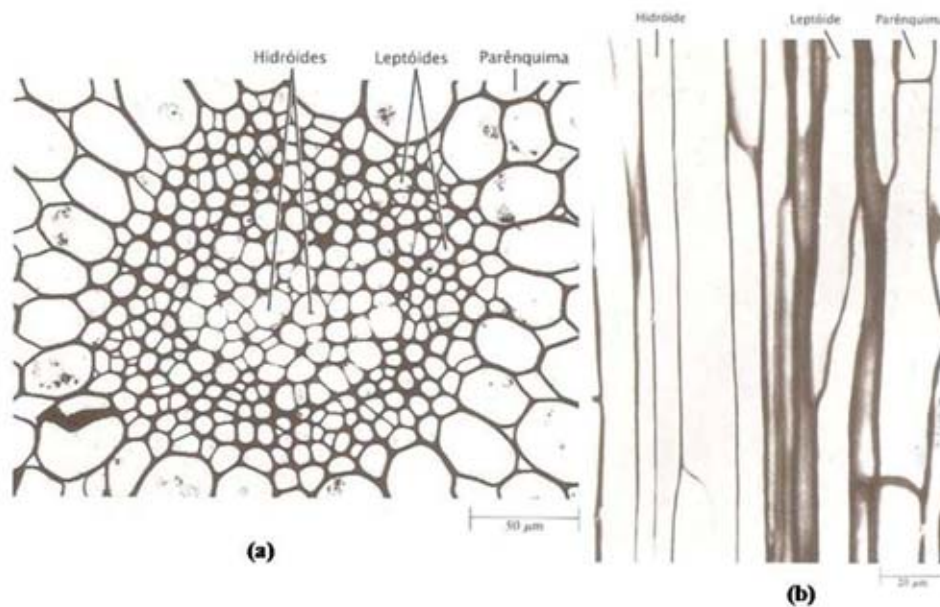



Figura 9. Hidroides e leptoides presentes na seta ou no pé do esporófito de Dawsonia superba. (a) seção transversal mostrando coluna central de hidroides, circundada por uma bainha de leptoides e o parênquima do córtex; (b) seção longitudinal do cordão central, mostrando hidroides, leptoides e parênquima. (Extraído de Raven et al. 2007).

Os gametângios (anterídios e arquegônios) estão localizados em ramos terminais (musgos acrocárpicos) ou em ramos laterais (musgos pleurocárpicos), geralmente entre paráfises (células estéreis).

Os musgos podem ser homotálicos ou heterotálicos. Os musgos homotálicos são diferenciados de acordo com a localização do gametângio no mesmo gametófito: a) Autóicos: gametângios em ramos separados; b) Paróicos: gametângios no mesmo ramo, mas em estruturas separadas; c) Sinóicos: anterídios e arquegônios misturados na mesma estrutura.

Os esporófitos são clorofilados, com crescimento determinado, com pé, seta e cápsula de morfologia muito variada. A seta é rígida, inflexível, de longa duração e a cápsula com paredes pluriestratificadas, com estômatos, com caliptra recobrindo o esporângio, enquanto imaturo. A deiscência é transversal, na qual eventualmente a tampa (ou caliptra) da cápsula desprende-se surgindo o opérculo (abertura) apical e columela central, apresentando na borda do opérculo o peristômio, os quais vão regular a saída dos esporos.

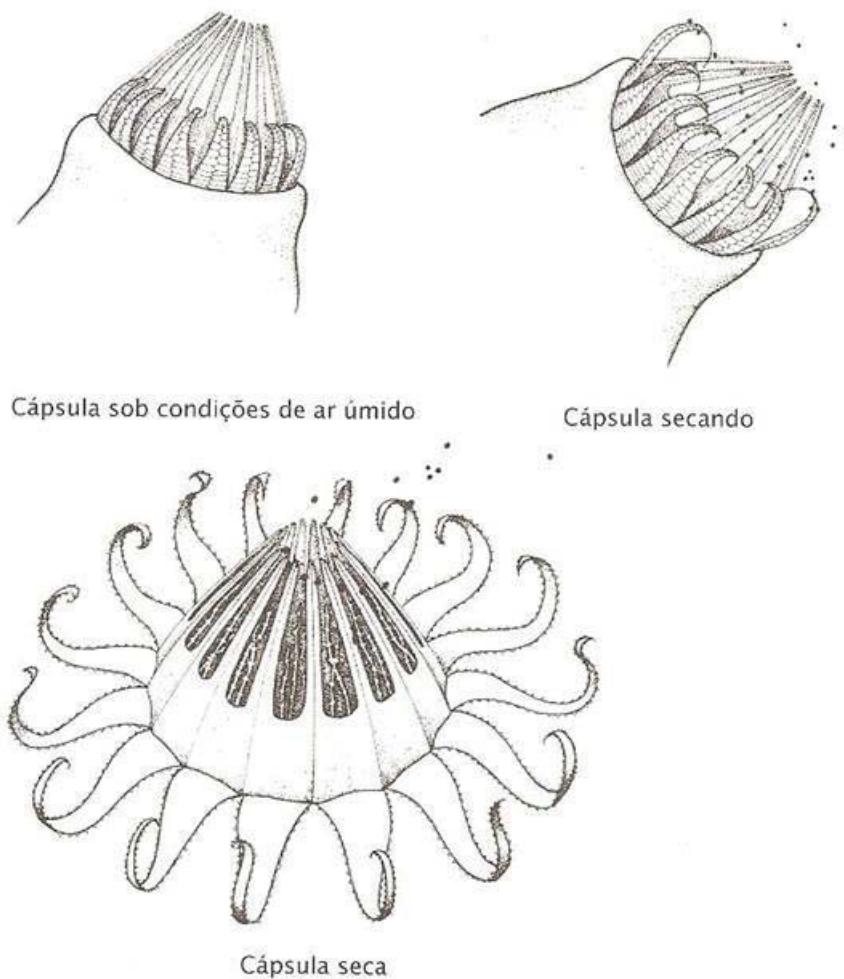



Figura 10. Peristômio de Brachythecium formado por dois anéis de dentes, que se abrem para liberar os esporos em resposta às mudanças de umidade. A série externa de dentes do peristômio, juntamente com a série interna, veda a abertura sob condições adversas. Quando a cápsula seca, os dentes externos se afastam, permitindo a dispersão dos esporos pelo vento. (Extraído de Raven et al. 2007).

O esporófito é importante na fotossíntese e geralmente é pequeno em relação ao gametófito. As cápsulas estão, em geral, na ponta da haste e esta pode medir excepcionalmente entre 15 e 20 cm de comprimento, embora algumas nem possuam haste. Quando o esporófito está maduro, perde a capacidade assimiladora gradualmente e vai tornando-se amarelado, laranja e finalmente marrom.

Os gametófitos de todos os musgos são representados por duas fases distintas: protonema (filamento inicial filamentosa) que surge diretamente do esporo germinante, e o gametófito folhoso. Alguns ramos do protonema penetram no solo e formam os rizoides (que são multicelulares nesta classe), outros dão origem a estruturas semelhantes a gemas, capazes de gerar gametófitos (haploides) folhosos. O gametófito provido de "folhas" é usualmente vertical e não mais dorsiventralmente achatado como nas hepáticas.

A reprodução assexuada nos musgos é amplamente realizada por fragmentação. Muitas espécies produzem gemas, que dão origem a novos gametófitos.

CONCLUSÃO

Como podemos notar a origem das plantas terrestres ainda é muito problemática e tem levantado muito interesse entre os botânicos. O consenso geral é que as plantas terrestres evoluíram a partir das algas. Para esta transição os organismos tiveram que adaptar-se a um meio relativamente hostil, sobre a Terra para poder sobreviver, era totalmente essencial que os caracteres evoluíssem para facilitar a obtenção e distribuição de água e a proteção contra sua perda, com isso surgiram diversas adaptações morfológicas, bioquímicas, fisiológicas, entre outras. O ambiente exerce uma pressão muito forte sobre os organismos, moldando estruturas, comportamentos e até mesmo a sua fisiologia. Assim, é interessante que esteja sempre atento às variações encontradas entre os organismos, procurando sempre questionar as suas causas.

RESUMO

Neste capítulo falamos um pouco sobre as teorias e hipóteses para a origem e evolução das plantas terrestres. Existem duas teorias para explicar a origem das plantas terrestres, a Teoria de Homólogos ou de Transformação e Teoria Antitética ou de Interpolação. Apesar de ambas as teorias terem conquistado adeptos, evidências recentes têm sustentado a teoria de Interpolação. O ancestral das plantas terrestres estaria certamente dentre as algas verdes, mais precisamente dentre as carófitas, exclusivamente haplontes e oogâmicas. As principais adaptações para a conquista do ambiente relacionadas à redução da perda d'água por evaporação, sustentação, adaptações morfológicas e reprodutivas. Foi abordado também sobre os principais grupos de briófitas e as características que os definem.

ATIVIDADES

Visto o conteúdo, vamos realizar um exercício aplicando os conceitos estudados nesta aula.

1. Que evidência existe para a hipótese de que uma carófita seja o ancestral das plantas terrestres?
2. As briófitas e as plantas vasculares compartilham vários caracteres que as distinguem das carófitas e que as adaptam para a existência no ambiente terrestre. Quais são esses caracteres?

3. Em sua opinião qual divisão das briófitas tem o esporófito mais desenvolvido? Qual tem o esporófito mais desenvolvido? Em cada caso, apresente as junstificativas para a sua resposta.
4. Que caracteres compartilhados pelas plantas vasculares estão ausentes nas briófitas?

PRÓXIMA AULA

Na próxima aula faremos uma introdução às plantas vasculares sem sementes, as pteridófitas, caracterização geral, reprodução, classificação e iniciaremos o estudo destas com a Divisão Psilophyta.

AUTOAVALIAÇÃO

Antes de passar para o próximo capítulo faça uma pesquisa sobre as plantas terrestres avasculares (hepáticas, antóceros e musgos), em livros, internet, entre outras fontes, além de observar o possível crescimento destas no ambiente em que você mora, em locais como áreas úmidas, paredes, troncos de árvores, etc., identificando as partes constituintes da planta estudadas neste capítulo.

REFERÊNCIAS

BOLD, H.C. 1972. O reino vegetal. Editora Edgard Blucher Ltda. EDUSP, São Paulo. 189p.
GIFFORD, E.M. & FOSTER, A.S. 1996. Morphology and evolution of vascular plants. 3ed. W.H. Freeman and Company, New York. 626p.
JOLY, A.B. 1987. Botânica: Introdução à taxonomia vegetal. 8ed. Companhia Editora Nacional, São Paulo. 777p.
LEEDALE, G.F. 1974. How many are the kingdoms of organisms? Taxon 23: 261-270.
MARGULIS, L. & SCHWARTZ, K.V. 2001. Cinco reinos: um guia ilustrado dos filos da vida na Terra. 3a ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
OLIVEIRA, E.C. 1996. Introdução à Biologia Vegetal. EDUSP, São Paulo. 224p.
RAVEN, P.H.; EVERT, R.F. & EICHHORN, S.E. 2007. Biologia Vegetal. 7ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 728p.
SCAGEL, R.F., BANDONI, R.J, MAZE, J.R., ROUSE, G.E., SCHOFIELD, W.B., STEIN, J.R. 1982. Plantas no Vasculares, Editora Omega S.A.

SMITH, G.M. 1987. Botânica Criptogâmica. I volume. Algas e Fungos. 4ed. Fundação Calouste Gulbekian, Lisboa. 527p.
SMITH, G.M. 1987. Botânica Criptogâmica. II volume. Briófitas e Pteridófitas. 4ed. Fundação Calouste Gulbekian, Lisboa. 386p.
VAN DEN HOEK, C., MANN, D.G. & JAHNS, H.M. 1995. Algae. An introduction to phycology. Cambridge University Press, Cambridge.